# Ein Fall von Prothetelie nebst Bemerkungen über pränymphoide Stadien in der Käferentwicklung.

Von

**A. Kemner.**

**(Aus dem Zool. Institut der Universität Lund.)**

Mit 5 Fig.

## I. Ein Fall von Prothetelie unter normalen Verhältnissen.

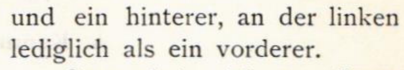
Die Prothetelie, d. h. die bereits bei Larvenformen holometaboler Insekten gelegentlich auftretende vorschnelle Entwicklung von Puppen- oder Imagoorganen — im allgemeinen Flügelansätzen oder damit vergleichbaren Auswüchsen — ist bis jetzt nur in einen wenigen Fällen beobachtet worden, meistens unter solchen Verhältnissen, dass man aus guten Gründen angenommen hat, dass äussere Umstände die Veranlassung dazu gegeben haben.

Da ich aber im letzten Sommer einen Fall von Prothetelie bei einer kleinen Larvenform beobachtet habe, die nach allem zu urteilen unter völlig normalen Verhältnissen lebte, und gerade dadurch recht wesentlich von bisher bekannten Fällen abwich, dürfte die Bekanntmachung desselben von Interesse sein.

Es handelt sich um eine kleine Käferlarve *Telmatophilus typhæ* FALL., die im August 1913 in der Gegend von Stockholm angetroffen wurde. Wie bekannt lebt diese Käferart in den männlichen Infloreszenzen der *Typha*-Arten, wo sie zu dieser Jahreszeit in allen Entwicklungsstadien auftritt. An dem erwähnten Orte war auch in dieser Hinsicht keine Ab-

weichung zu bemerken. Larven, Puppen und Imagines gab es dort in grosser Menge und die Entwicklung vollzog sich allem Anscheine nach ungestört. Unter den Larven habe ich eine kleine Pteromalide nebst zwei Larven und eine Puppe derselben gefunden. Ihre Einwirkung ist aber aller Wahrscheinlichkeit nach äusserst gering gewesen, da unter dem ziemlich grossen Materiale nur eine beschädigte (eine Puppe) vorkam. Das Material wurde unmittelbar fixiert und keine Aufbewahrung in Zuchtgläsern kam vor.

Eine nähere Betrachtung der Larve (Fig. 1 und 2) zeigt, dass die Prothetelie in der Form kräftiger Flügelansätze hervortritt, und zwar an der rechten Seite als ein vorderer



und ein hinterer, an der linken lediglich als ein vorderer.

Fig. 1. Fig. 2.

Sonst habe ich an dieser Larve keine Abnormität entdecken können, sondern sie stimmte in allen Merkmalen (Mundteilen, Farbe, Grösse etc.) mit den übrigen überein.

Das Neue in diesem Falle liegt nun darin, dass die Larve — ohne Zweifel — unter völlig normalen Verhältnissen zusammen mit einer grösseren Zahl normal entwickelter Larven derselben Art im Freien angetroffen wurde.

Sonst ist, wie oben schon bemerkt wurde, die Prothetelie lediglich an unter abnormen Verhältnissen lebenden Larven beobachtet worden.

So betont KOLBE in seiner Abhandlung[1] (1903), wo er in zusammenfassender Weise über hierhergehörende Fälle berichtet und den Namen Prothetelie vorschlägt, dass eine derartige Entwicklung nur bei in Kultur gehaltenen Larven

[1] KOLBE, J. H. Über vorschnelle Entwicklung (Prothetelie) von Puppen- und Imagoorganen bei Lepidopteren- und Coleopteren-Larven, nebst Beschreibung einer abnormen Raupe des Kiefernspinners, Dendrolimus pini L. Allg. Zeitschr. für Entomologie. Bd 8 pp. 1—9, 25—30. 1903.

beobachtet ist. Analog verhält es sich mit den später beschriebenen Fällen. P. DE PEYERIMHOFF,[1] der 1911 einen Fall von Prothetelie bei einer kleinen *Malthodes*-Larve mitteilt, berichtet, dass die Larve in einem Zuchtgefäss untergebracht wurde und sich dort eine Zeit lang aufhielt. Dieser Umstand sollte nach seiner Meinung die Entstehung der Prothetelie erklären. Und I. TRÄGÅRDH,[2] der 1912 einen Fall bei einer *Cantharis*-Larve schildert, fand die Larve auf einer Schäre im Meere, die seines Erachtens ohne Zweifel abnorme Lebensbedingungen aufwies.

Den Einfluss eigenartiger Lebensverhältnisse hat man auch fast allgemein als der natürlichsten Grund der Prothetelie hingestellt. Die Erklärungsversuche, die von BAUER[3] und SCHINDLER[4] gemacht worden sind, und einen mehr direkten mechanischen Reiz voraussetzen, sind meines Erachtens weniger natürlich. Sie werden auch von HEYMONS in seiner Abhandlung über die Metamorphose der Insekten[5] bei der eingehenden Erörterung hierhergehörender Fragen kräftig genug zurückgewiesen.

Die äusseren Umstände als Grund der Prothetelie betont also KOLBE (1903, l. c. p. 29, 8).

»Die abnormen Larven von *Dendrolimus pini*, *Sericaria mori* und *Tenebrio molitor* befanden sich alle in Hauskultur. Es ist daher wahrscheinlich, aber nicht positiv nachweisbar, das Temperaturverhältnisse, eigenartige Pflege und andere Umstände auf einige empfängliche Individuen hinsichtlich der Ausbildung von Nymphen- und Imagocharakteren fördernd eingewirkt haben.»

Zu ungefähr demselben Schluss gelangt auch HEYMONS

---

[1] PEYERIMHOFF, P. DE. Sur un cas de Prothetelie. Bull. de la Soc. ent. de France 1911, p. 327.

[2] TRÄGÅRDH, I. Om en *Cantharis*-larv med vinganlag. Fauna och Flora 1912, pp. 245—255.

[3] BAUER, W. Zur innern Methamorphose des Centralnervensystems der Insecten. Zool. Jahrbücher. Vol. 20, Anat. 1904, p. 145.

[4] SCHINDLER, A. K. Die Metamorphose der Insekten. Zeitschr. Naturw. Vol. 75. 1902.

[5] HEYMONS, R. Die verschiedenen Formen der Insectenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Anthropoden. Ergeb. u. Fortschr. der Zool. Bd 1, Hft 1, 1907.

(l. c., p. 173. Anm. 1). Er nimmt aber eine mittelbare Einwirkung an, indem er vermutet, dass die beschleunigte Entwicklung gewisser Organe durch den Reiz jener Enzyme (Oxydasen) verursacht wird, die nach DEWITZ[1] die Umwandlung der Larve zur Puppe herbeiführen.

Durch den von mir beobachteten Fall wird nun die Sache in eine etwas andere Beleuchtung gerückt, indem man in diesem Falle wenigstens von äusseren Umständen ganz absehen kann und somit die Gründe der Prothetelie in rein inneren Vorgängen suchen muss. Wird indessen, wie DEWITZ angenommen hat, die Metamorphose durch besondere im Körper gebildete Enzyme herbeigeführt, so lässt sich vielleicht denken, dass eine innere zufällige Veränderung, und wenn noch so unbedeutender Art, die Entwicklung gewisser Teile auslösen kann.

Damit will ich jedoch nicht gesagt haben, dass äussere Umstände gar nichts bedeuten. Im Gegenteil können sie vielleicht, wenn die inneren Bedinungen vorliegen, die auslösenden Faktoren sein.

## II. Bemerkungen über pränymphoide Stadien in der Käferentwicklung im Anschluss an das von SILVESTRI beschriebene Pränymphenstadium bei *Lebia scapularis*.

Ein Fall, den man als Prothetelie gedeutet und in der betreffenden Literatur besprochen hat, ist das von SILVESTRI[2] 1904 beschriebene Pränymphenstadium bei *Lebia scapularis* (Col. *Carabidæ*). In den übrigens sehr interressanten Entwicklungsverlauf dieses Käfers schiebt sich zwischen die Larvenstadien (es gibt zwei solche) und die eigentliche Puppe ein Stadium ein, das gewissermassen eine Mittelstufe zwischen beiden darstellt. Der Kopf, die Fazettenaugen und die Flügelansätze erinnern an das Puppenstadium, während die Gliederung

---

[1] DEWITZ, J. Sur l'action des enzymes (oxydase) dans la metamorphose des Insectes. C. R. Mem. Soc. Biol. Paris 1902.

[2] SILVESTRI, F. Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis*, FOURC. Redia, Vol. II, 1904, p. 68.

des Abdomens ein von der Puppe abweichendes Aussehen aufweist und mehr an die Organisation des zweiten Larvenstadiums erinnert. Durch eine besondere Häutung geht, nach dem Verfasser, dieses Stadium in die schliessliche Puppe über, die später die Imago liefert.

Dieser Beschreibung nach ist das Pränymphenstadium etwas ganz Neues in der Entwicklung der holometabolen Insekten und würde, wenn es wirklich ein stets vorkommendes durch Häutungen begrenztes Stadium wäre, ganz isoliert in der Entwicklungsserie dastehen und somit etwas ganz besonders Bemerkenswertes sein. HEYMONS, der in seiner Übersicht über die Metamorphose der Insekten den Fall erörtert, meint indessen, dass dies kaum der Fall sein könne, und vermutet vielmehr, dass eine Form von Prothetelie vorliege. Infolge ganz besonderer Umstände sollte diese bei *Lebia,* meint er, möglicherweise eine stets vorkommende normale Erscheinung sein. HEYMONS hat jedoch diese etwas kühne Vermutung unter der Voraussetzung geäussert, dass eine Häutung zwischen der Pränymphe und der Puppe, wie SILVESTRI schreibt, tatsächlich stattfindet.

Liegt keine solche Häutung vor, so würde, nach HEYMONS, die Pränymphe sich als ein Vorstadium der eigentlichen Puppe erklären lassen, in welche sie allmählich übergehen würde. HEYMONS geht doch nicht auf dieser Vermutung näher ein, und eine Erwägung hierher gehörender Fragen würde darum vielleicht von Interesse sein.

Was das Vorkommen derartiger jugendlicher Vorstadien der Puppen höherer Insekten — ich sehe hier von den Cocciden, die nach verschiedenen Forschern holometabol sind, ab — anbetrifft, so weist gerade HEYMONS darauf hin, das solche schon vorher aus dem Kreise der Hymenopteren beschrieben worden sind. In der Entwicklung der Hummeln, der Bienen und der Ameisen kommen solche vor. Bei den Ameisen sind sie von Anfang an als derartige Vorstadien der Puppen angesehen worden, bei den übrigen aber als selbständige Stadien unter dem Namen von »Semipupæ» beschrieben worden. HEYMONS zeigt indessen an Beispielen aus der *Vespa*-Entwicklung, dass auch bei diesen letzteren lediglich Vorstadien

der Puppen vorliegen, und empfiehlt es, den Namen Semipupa gänzlich fallen zu lassen.

Ganz gewiss sind indessen diese Vorstadien der Puppe weit gewöhnlicher, als man im allgemeinen angenommen hat, ja sogar normale Erscheinungen. Dass sie aber trotzdem nicht so oft beobachtet sind, dürfte von dem Umstand bedingt sein, dass sie ihre frühere Entwicklung bereits in der letzten Larvenhaut durchmachen, so dass sie dieser in einem ziemlich gut entwickelten Stadium entschlüpfen.

An einigen Beispielen von den Coleopteren werde ich nachweisen, dass in ihrer Entwicklung pränymphoide Stadien vorkommen.[1]

Unter den Carabiden, zu denen gerade *Lebia* gehört, habe ich die Entwickelung der Puppe von *Pterostichus oblongopunctatus* F. beobachtet. Die ganz junge Puppe dieser Art weicht in vielen Hinsichten höchst wesentlich von der völlig ausgewachsenen ab und nähert sich in manchen Hinsichten der Organisation der Larve. Der Kopf und der Thorax liegen ausgestreckt in der Längsrichtung des Körpers. Die Flügelstummel treten noch als unbedeutende Ausstülpungen hervor und erreichen einander nicht an der unteren Seite des Leibes. Das Abdomen ist lang und die hinteren Segmente sind ebenso gross wie die vorderen. Sogar das 10. Segment lässt sich als eine Warze an der Spitze des Abdomens deutlich unterscheiden. Die Seitenausstülpungen, die für die *Pterostichus*-Puppen charakteristisch sind, liegen zusammengefaltet und schmiegen sich dicht an die Rückenseite des Körpers an. Die Puppe ist in diesem Zustande auch recht beweglich und führt mit dem Hinterleibe dieselben Zuckungen aus, wie die sich in Umwandlung befindende Larve. Dieses Stadium wird indessen mit merkbarer Schnelligkeit durchlaufen. Bereits nach einer kurzen Weile (etwa 10 Minuten) hat sie sich sehr verändert. Der Kopf hat seine nach unten gebogene dicht an den Leib gedrückte Lage eingenommen. Das Abdomen ist breiter und kürzer geworden und die Seiten-

[1] Ein Vorstadium der Puppe von *Epilachna chrysomelina* F. (Col. *Coccinellidæ*) ist neulich von G. Grandi beschrieben worden in Studî sui Coccinellidi. Boll. del Laboratorio di Zool. gen. e agr. Portici Vol. 7. 1913.

ausstülpungen mit der Körperflüssigkeit gefüllt worden. Im Verlaufe einer Viertelstunde hat die Puppe ein gewöhnliches Aussehen mit nach unten gebogenem Kopf und 8 bis 9 sichtbaren Abdominalsegmenten angenommen. Die Bewegungsfähigkeit, die anfänglich bis auf Hebungen und Senkungen des Abdomens unterdrückt war, hört auch gleichzeitig gänzlich auf.

Dieses Stadium, das die *Pterostichus*-Puppe in ihrer Entwicklung durchläuft, weist in der Tat die Mehrzahl der Charaktere der *Lebia*-Pränymphe auf, und beim Fixieren dürfte man ein Stadium erhalten, das in allem wesentlichen auf die SILVESTRIsche Beschreibung der Pränymphe zutrifft: »Differt a larva II prænympha capite oculis compositis jam distinctis, alarum brevibus et segmentis abdominalibus omnibus manifestis.»

Die Puppe braucht aber eine bestimmte Zeit, um sich zu härten und in ihren neuen Formen zu erstarren, und die frisch gehäutete Puppe geht in der Fixierungsflüssigkeit leicht in ihre frühere Gestalt zurück.

Eine in solcher Weise hervorgerufene »Pränymphe» einer *Amara*-Art zeigt Fig. 3. Auch ihre Übereinstimmung mit der *Lebia*-Pränymphe ist ziemlich in die Augen fallend.

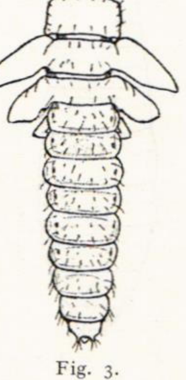


Fig. 3.

Ein anderes Vorpuppenstadium habe ich zufällig bei *Oxytelus rugosus*, FABR. (Col. *Staph.*) erhalten. Das pränymphoide Stadium (Fig. 4) unterscheidet sich hier im Aussehen so von der völlig entwickelten Puppe, dass man an ihrer Artgemeinschaft zweifeln möchte. Eine nähere Untersuchung zeigt indessen, dass sämtlichc Elemente dieselben sind, obschon ungleich entwickelt. Der Unterschied liegt hauptsächlich in der Biegung des nach unten gegen den Leib gepressten Kopfes und der Kürzung und Verbreiterung des Körpers, Merkmalen, die ja auch in der Entwicklung der *Pterostichus*-Puppe vorkamen.

In den oben angeführten Beispielen haben wir also die meisten Charaktere der *Lebia*-Pränymphe an einem normal auftretenden aber schnell durchgemachten Stadium bei anderen

ganz nahestehenden Coleopteren gefunden, und die Berechtigung der Annahme eines selbständigen Pränymphenstadiums scheint mir dadurch mehr als bisjetzt davon abhängig zu sein, ob eine Häutung zwischen diesem Stadium und der Puppe stattfindet. Dass noch keine eingehendere Beschreibung des Pränymphenstadiums vorliegt, muss jedoch hier berücksichtigt werden. Besonders die Unterseite mit den Beinen dürfte von Interesse sein.

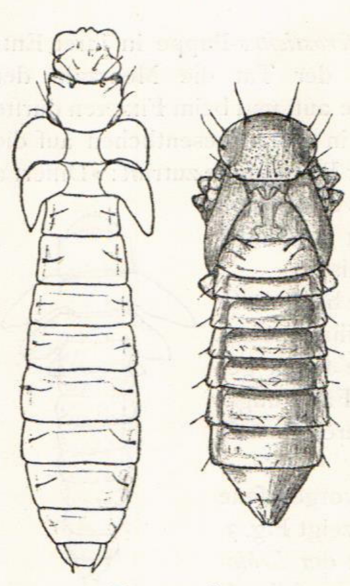


Fig. 4 und 5.

Zieht man aber in Erwägung die wenigen Aufschlüsse, die SILVESTRI über gerade diese Sache gibt, und das geringe Interesse, das er überhaupt den Häutungen widmet, so scheint es mir nicht unmöglich, dass ein Irrtum vorliegen könnte.

Ein Umstand scheint mir ein wenig dafür zu sprechen, und zwar der, dass die verschiedenen Puppenstadien, den Abbildungen nach zu urteilen, nach ungenau fixiertem Material beschrieben worden sind. Die Stellung der Flügelanlagen weisen in beiden Figuren (l. c., Tab. 4, Fig. 4 und 5) deutlich darauf hin.

Dass Irrtümer in dieser Richtung früher gemacht worden sind und ziemlich nahe liegen, zeigt HEYMONS in der oben erwähnten Kritik des Semipupastadiums der Hymenopteren. Durch ein genaues Studium der Sachlage bei der Gattung *Vespa* kommt er zu dem Ergebnis, dass keine Häutung vorliegt, und verwirft bei diesen gänzlich die Bezeichnung Semipupa. Vielleicht würde ein ebenso genaues Studium der Pränymphe bei *Lebia* dasselbe Resultat ergeben.

Es ist indessen keinesfalls nötig anzunehmen, dass das Pränymphenstadium der *Lebia* als die abgebildete *Amara*-Puppe ein Artefakt oder ein zufällig zu früh fixiertes Stadium der normalen Puppe sein sollte, obschon die Stellung der Flügelanlagen, wie gesagt, deutlich dafür sprechen, dass die Puppe in irgend

einer Weise beeinflusst worden ist. Es lässt sich im Gegenteil leicht denken, dass dieses Vorstadium der normalen Puppe bei *Lebia* von einer längeren Dauer als bei den von mir beobachteten Fällen ist und in höherem Grade als ein besonderes Stadium auftritt. Etwas einzig Dastehendes ist es jedoch unter diesen Umständen nicht.

Was die Gründe eine längeren Dauer eines derartigen sonst schnell durchgemachten Stadiums anbelangt, so können sie ohne Zweifel sehr mannigfach sein. Teils kann ein arteigenes Verlangsamen der Umwandlung dies verursachen, teils können gewiss verschiedene äussere Umstände dabei mitwirken. Ich will besonders auf die Untersuchung von J. DEWITZ[1] über die Bedeutung der Luftabsperrung für die Verpuppung aufmerksam machen. Er sagt, dass er bei einer solchen Behandlung der Larven von *Pieris brassicæ* in dicht geschlossenen Gefässen Vorstadien der Puppe bekommen hat, die zwischen der Larve und der normalen Puppe in mehreren Merkmalen eine Mittelstufe darstellen. Diese Formen, die er als Raupenpuppen bezeichnet, entsprechen ohne Zweifel den vorliegenden pränymphoiden Stadien der Coleopteren.

Durch diese Bemerkungen im Anschluss an das Pränymphenstadium habe ich die Aufmerksamkeit auf ähnliche Phänomene in der gewöhnlichen Entwicklung der Käfer lenken wollen die möglicherweise zur Erklärung des Pränymphenstadiums ein Beitrag liefern könnten. Die schliessliche Entscheidung über die Art dieses Stadiums muss indessen eine nähere Untersuchung ergeben. Nach den vorliegenden knappen Angaben des italienischen Forschers scheint mir die Erklärung des Pränymphenstadiums als Vorpuppe weit wahrscheinlicher als die Theorie von einer normalen Prothetelie.

---

[1] DEWITZ, J. Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. Arch. f. Anat. und Phys. Physiol. Abt. 1902, p. 327.